Características anatómicas de dos especies de *Lupinus* L. de Los Andes venezolanos

Benito Briceño[1], Aura Azócar[2], Mario Fariñas[2] y Fermín Rada[2]

Universidad de los Andes, [1]Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Laboratorio de Fijación Biológica del Nitrógeno, [2]Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Mérida-Venezuela

Recibido 03-05-2000, Aceptado 20-07-2000

Resumen

Se estudió la anatomía de la hoja, tallo y raíz de varias poblaciones de *Lupinus* que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal en la "Cordillera de Mérida" (Venezuela). Las localidades de *Lupinus meridanus* se ubicaron a 2200, 3000 y 3550 m.s.n.m. y 3750 y 4200 m.s.n.m. para *Lupinus eromonomos*. La altura de la planta y tamaño de la hoja disminuye con el aumento de la altitud, además, se observó cambios anatómicos en las hojas. Los tallos y raíces mostraron pocas diferencias anatómicas, aunque las plantas de mayores altitudes presentaron vasos más pequeños y de menor diámetro. Las diferencias entre las especies estudiadas, así como las estrategias de sus ciclos de vida, hacen evidente el efecto de la presión ambiental sobre la estructura de la planta. *Lupinus meridanus* es una planta anual con crecimiento rápido y resistente al congelamiento nocturno que ocurre a grandes altitudes. *Lupinus eromonomos* es una planta perenne de crecimiento lento, con tallos columnares o ramificados que se originan de brotes subterráneos y están expuestos al diario congelamiento nocturno.

Palabras clave: *Lupinus meridanus*, *Lupinus eromonomos*, anatomía, morfología, gradiente altitudinal, altos Andes tropicales.

Abstract

Leaf, stem and root anatomy of several *Lupinus* populations in the "Cordillera de Mérida" (Venezuela), were studied along an altitudinal gradient. Population sites were at 2200, 3000 and 3550 m for *Lupinus meridanus* and 3750 and 4200 m for *Lupinus eromonomos*. Plant height and leaf size decreased with increasing altitude; in addition, several leaf anatomical changes were observed. Stems and roots showed few anatomical differences, although smaller vessels with a narrower diameter were found in plants growing at higher altitudes. Elevational trends and/or differences found between the studied species, as well as their life cycle strategies, make evident the effect of environmental stresse on plant structure. *L. meridanus* is an annual plant with rapid growth and has to resist frequent night freezing temperatures only at higher altitudes. In contrast, *L. eromonomos* is a slow-growing perennial plant with columnar or branched stems originating from underground buds and is exposed to below freezing nighttime temperatures on daily basis.

Key words: *Lupinus meridanus*, *Lupinus eromonomos*, anatomy, morphology, altitudinal gradient, tropical high Andes.

Introducción

El género *Lupinus* L. (Fabaceae) comprende aproximadamente 150 especies con amplia distribución en América desde el Oeste de los Estados Unidos a través de la Cordillera Andina hasta las Pampas Argentina. En los Andes de Venezuela, *L. meridanus* Moritz ex C.P. Smith crece desde 1800 hasta 3600 m y *L. eromonomos* C.P. Smith por arriba de los 3700 m, sin haber sobreposición de ambas especies a lo largo del gradiente (Pittier 1944, Steyermark y Huber 1978).

Generalmente, con el aumento de la altitud, la vegetación tiende a ser más xeromórfica (Tranquilini 1964, Mooney *et al.* 1965, Gale 1973). Los estudios anatómicos y morfológicos muestran tendencia hacia hojas más pequeñas y gruesas, paredes de las células epidérmicas más gruesas, células estomáticas más grandes y mayor densidad estomática en las plantas que están a mayor altitud. *Espeletia schultzii* Wedd. (Asteraceae), muestra cambios en la pubescencia foliar a lo largo del gradiente (Meinzer *et al.* 1985), y también presenta disminución en el tamaño de las células epidérmicas y del mesófilo con el aumento de la altitud (Rada *et al.* 1987). En general, el número de vasos con placa de perforación escalariforme y puntuaciones en espiral aumenta desde los bosques lluviosos bajos y regiones áridas a las regiones tropicales montañosas, templadas y árticas (Zimmerman y Milburn 1982).

L. meridanus y *L. eromonomos* muestran diferencias intra e interespecíficas en varias características fisiológicas a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes Venezolanos (Briceño 1992). En este artículo se describen los cambios anatómicos y morfológicos, de ambas especies, asociados con tales respuestas fisiológicas.

Materiales y Métodos

Características de la localidad

Los individuos de dos especies de *Lupinus* fueron estudiados a lo largo de la Cuenca del Chama, localizada en los Andes de Venezuela (08° 43', 08° 52' N y 70° 59'; 70° 48' O). *L. meridanus* fue colectada a 2200, 3000 y 3550 m; y *L. eromonomos* a 3750 y 4200 m (Figura 1).

En esta región los meses de Abril a Noviembre corresponde a la estación húmeda y Diciembre a Marzo a la estación seca, además, el patrón de precipitación cambia con la altitud disminuyendo desde las tierras bajas hasta los 3000 m para aumentar de nuevo (Figura 2). Por otra parte, la temperatura cambia 0,4 a 0,6 °C/100 m (Andressen y Ponte 1973, Schubert y Medina 1982, Sarmiento 1986), lo que representa una diferencia de aproximadamente 10 °C entre 2200 y 4200 m. Semejante a regiones de otras montañas tropicales, la media mensual de temperatura es más o menos constante a través del año (Bradley et al. 1991) y las variaciones de temperatura se observan principalmente como cambios diarios durante la estación seca. A altitudes de aproximadamente 3200 m, aumenta la frecuencia de congelamiento nocturno (Azócar y Monasterio 1980) y hay predominancia en muchas variables ambientales de los ciclos diarios.

Medidas

En cada localidad se midió la altura de 30 individuos y el área foliar de 16. De cada sitio se colectaron cuatro individuos, tres para estudios de anatomía foliar y elementos conductores de raíces y tallos y uno para depositarlo como testigos en el Herbario MERC. Las plantas en flor de cada localidad fueron seleccionadas al azar. De los tres individuos colectados, se seleccionaron tres hojas adultas de la base de la inflorescencia, y de cada hoja, los dos foliolos más grandes para los estudios anatómicos.

Los diferentes órganos, de cada individuo colectado, fueron fijados en formalina-ácido acético-alcohol (FAA) 70%, deshidratado en tert-butanol y embebidos es paraplast. Las secciones fueron teñidas con safranina-verde brillante y montadas en bálsamo de Canadá (Johansen 1940). Las preparaciones de epidermis fueron obtenidas de raspados de las hojuelas, teñidos con safranina y montadas en glicerina de Jelly. Los elementos xilemáticos fueron obtenidos de acuerdo al método de maceración descrito por Boodle (1916). Todas las medidas anatómicas están dadas en mmm.

Los dibujos anatómicos se realizaron con ayuda de una cámara clara (Zeiss). El tamaño de las células

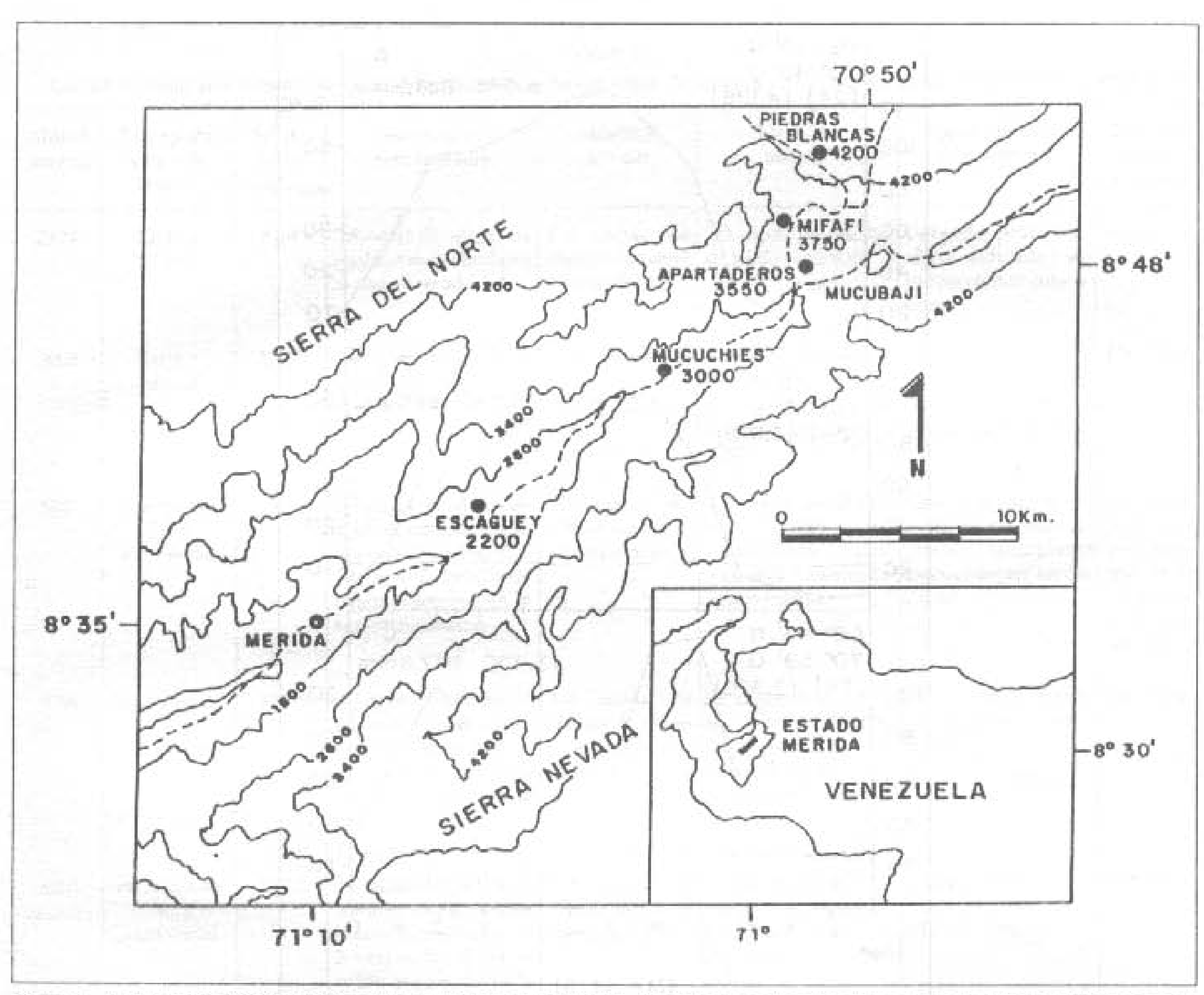


Figura 1. Mapa topográfico del área de estudio: Cordillera de Mérida, Venezuela. Las localidades en el mapa están señaladas como •. escala 1:250.000

de la epidermis de la cara adaxial, abaxial y las del mesófilo se obtuvo de la medición de 25 células tomadas al azar de los dos foliolos de cada individuo. Los tamaños de los estomas de ambas caras se obtuvo de la medición de cinco células de cada foliolo. Las áreas epidérmicas y del mesófilo fueron medidas de las secciones transversales de los foliolos en un planímetro electrónico LI-COR 3.000 (Lambda Co.). El índice estomático fue determinado de acuerdo a la formula (Cutter 1978):

IS= Número de estomas/(número de estomas + número de células epidérmicas) X 100/mm^2

La longitud y ancho de fibras y vasos de tallos y raíces fueron obtenidas de mediciones de las mismas en macerados de las porciones centrales de estos órganos. Para ello, se utilizó de cada una de las 3 alícuotas por órgano/planta 12 elementos de vasos y 7 de fibras. En los mismos elementos de vaso de tallo y raíces también se midió el diámetro de la placa de perforación. El área caulinar y radical se obtuvo de mediciones de secciones transversales de 3 tallos y raíces en un planímetro electrónico LI-COR 3.000 (Lambda Co.) y el índice, de la proporción área medular/área caulinar.

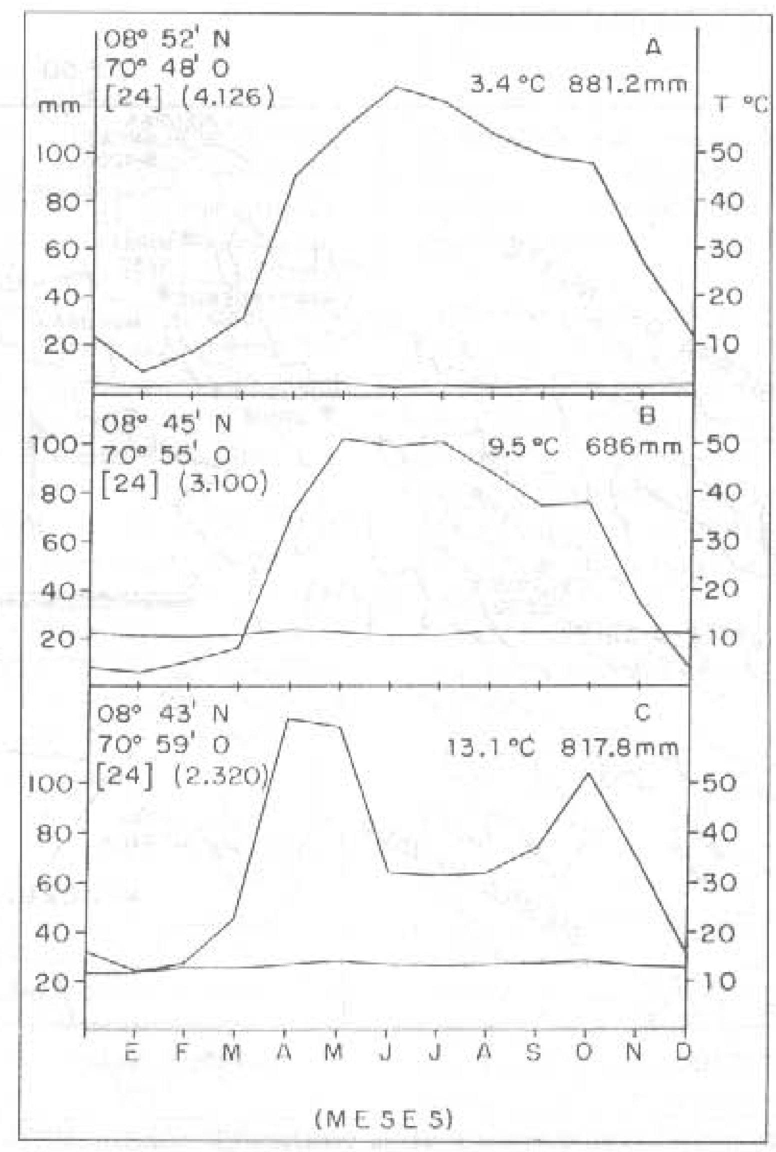


Figura 2. Climadiagramas para las diferentes altitudes en Los Andes venezolanos A) 4200, B) 3100 y C) 2320 m.s.n.m.

Resultados

Características anatómicas

Las diferencias anatómicas de las células epidérmicas y secciones transversales de las hojas de *L. meridanus* y *L. eromonomos* se muestran en la tabla 1 y se observan en las Figuras 3,4,5, 7 y 8.

Las secciones del peciolo de *L. meridanus* eran similares en las diferentes localidades, sin embargo grandes haces vasculares y 3 corridas de células clorofílicas debajo de una epidermis simple, diferencia a los peciolos de plantas que crecen a 2200-3000 m.s.n.m. de las que crecen a 3550, que con una doble epidermis y 3-4 corridas de células clorofílicas por debajo de ellas tienen mayor similaridad con los peciolos de las plantas que crecen a 3750-4200 m.s.n.m. (Figuras 4A, 4B y 5H, 7A). En general, los haces esclerenquimáticos corticales eran anchos en plantas a 3000 m, y los vasos tenían punteaduras alternas y placa de perforación simple (Figura 6). Los tallos de las plantas a 2200 y 3000 m eran fistulosos, mientras que los de 3550 mostraron una médula parenquimática reservante de agua. La proporción

Tabla 1.
Características anatómicas de la sección transversal de las hojas de plantas provenientes de las diferentes localidades.

Altitud (msnm)	Transporte y tipo de lámina	N° de haces vaculares	Esructura del nervio medio	Mesófilo adaxial	Mesófilo abaxial	Pared celular de la epidermis	Posición de los estomas
22000	Recta y bifacial	8-10	2-3 capas de células de tejido en empalizada en la superficie adaxial.	2-3 capas de células de tejido en empalizada.	2-3 capas de células de tejido esponjoso	Delgada, profundamente ondulada y sin proyecciones cuticulares.	Hundidos
3000	Recta y bifacial	22-23	5-6 capas de células de tejido en la superficie abaxial.	1-2 capas de células de tejido en empalizada.	2-3 capas de células de tejido esponjoso con más espacios intercelulares que a 2200	Delgada, ondulada y con algunas proyecciones cuticulares en la epidermis adaxial.	Hundidos
3550	En forma de "V" y monofacial	11	2-3 capas de células de tejido en empalizada en la superficie adaxial. 4-6 capas de células de tejido esponjoso en la superficie abaxial.	2-3 capas de células de tejido en empalizada.	1-2 capas de células de tejido en empalizada con grandes espacios intercelulares.	Gruesa, prácticamente recta y con proyecciones cuticulares frecuentes en ambas caras.	Sin proyectarse por encima de la epidermis o en proyección
3750	En forma de "V" y monofacial	12-14	3-4 capas de células de tejido en empalizada en la superficie adaxial. 2-3 capas de células de tejido esponjoso en la superficie abaxial.	3-4 capas de células de tejido en empalizada.	2-3 capas de células de tejido en empalizada pocos definidas en algunas regiones de la lámina.	Gruesa, recta y con proyecciones cuticulares.	Hundidos
4200	En forma de "V" y monofacial	12-13	3-4 capas de células de tejido en empalizada en la superficie adaxial. 2-3 capas de células de tejido esponjoso en la superficie abaxial.	3-4 capas de células de tejido en empalizada.	3 capas de células de tejido en empalizada, pero más lacunoso que el mesófilo adaxial.	Gruesa, recta y con proyecciones cuticulares.	Hundidos

área medular/área caulinar fue 0,30 para plantas a 2200 y 3550 y 0,14 para plantas a 3000 m. A 3750 m los tallos eran columnares y ramificados a 4200. Sin embargo, en ambos, un anillo esclerenquimático y la médula estaban presentes (Figuras 9A, 9B, 9C y 9F, 9G y 9H). El tejido xilemático poroso anular constituido por vasos de poco grosor fue encontrado en plantas a 3750 m (Figuras 9A y 9C). Los vasos tenían punteaduras alternas y placa de perforación simple (Figura 9I).

La proporción área medular/área caulinar en ambas especies mostró que aunque la porción medular en *L. meridanus* era fistulosa, ella fue mayor (0,76) que en *L. eromonomos* (0,07). En las plantas de 3550, la proporción fue 3.75 veces mayor que a 3750 y 4200 (0,30).

Las figuras 6D y 6E muestran un detalle esquemático de raíces y vasos, las cuales son similares en *L. meridanus* de las tres localidades. *L. eromonomos*, en ambos sitios, también muestra similaridades en las raíces (Figuras 9D y 9E). Las raíces de todas estas plantas muestran vasos con punteaduras alternas y placa de perforación simple. La proporción área cortical/área radical para *L. eromonomos* fue 0,71 y para *L. meridanus* 0,35, lo cual indica que hubo menor cantidad de tejido

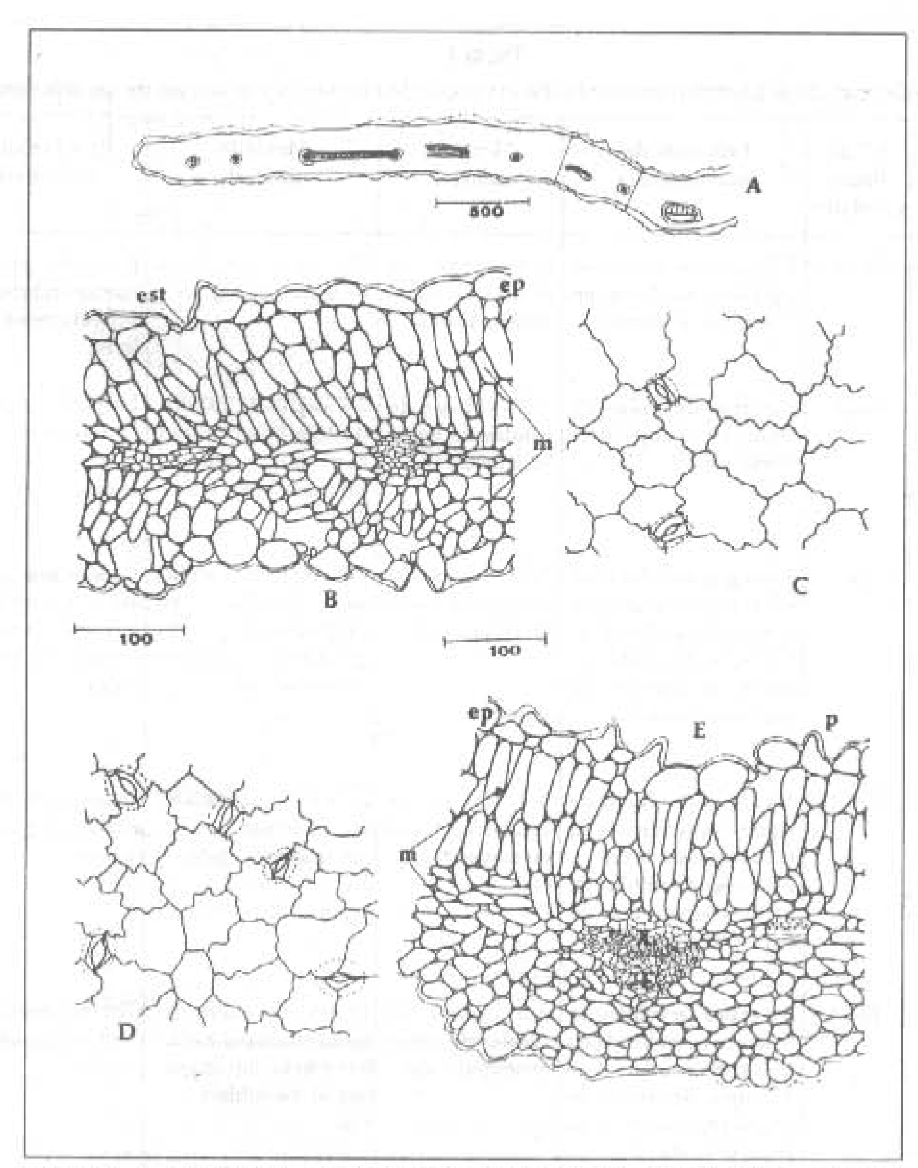


Figura 3. Sección transversal de la hoja de *Lupinus meridanus* de 2200m. A. Lámina y nervio mediom B. Epidermis superior e inferior y mesófilo, C. Epidermis adaxial, D. Epidermis abaxial, E. Nervio medio (similar a las de 3000m.). ep (epidermis), est (estoma), f (floema), m (mesófilo), p (papila), x (xilema). Para C,D, y E, la escala es 100 µm.

parenquimático en la segunda especie. Estos datos cualitativos sugirieron que el tejido almacenador de agua está en mayor proporción en el tallo para *L. meridanus*, y en la raíz para *L. eromonomos*.

Características morfológicas

La estatura de la planta disminuye a mayores altitudes en las dos especies estudiadas (tabla 2). Las diferencias fueron importantes para *L. meridanus* entre 2200 y 3000 m, mientras que para *L. eromonomos* éstas no fueron sustanciales. Tomando los foliolos como hojas individuales (Raunkiaer 1934), encontramos que *L. meridanus* entre 2200-3000 m presenta micrófilas pequeñas y a 3550 m nanófilas grandes; por otra parte *L. eromonomos* nanófilas pequeñas en ambas altitudes. Las células del mesófilo en plantas de 3000 m son más grandes que las de 2200. El área del mesófilo tiende a aumentar con la altitud si comparamos *L. eromonomos* a 3750 y 4200 m.

Tabla 2.

Características morfológicas y anatómicas de plantas de *L. meridanus* y *L. eromonomos* que habitan en diferentes sitios a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes Venezolanos.

	Altitud (m.s.n.m.)	Altura de la planta (cm) n=30	Area foliar (cm^2) n=16	Area del mesófilo (μm^2) n=3	Tamaño de células del mesófilo (μm^2) n=150
Lupinus meridanus	2200	55.2 ± 3.3	3.0 ± 0.3	466.3 ± 71.4	18.8 ± 1.6
	3000	38.1±2.2	2.5±0.2	487.4±22.9	24.1±2.5
	3550	42.6±2.5	1.0±0.1	431.8±38.4	20.7±0.8
Lupinus eromonomos	3750	33.7±1.9	0.48±0.0	412.2±27.8	19.3±0.4
	4200	26.4±2.2	0.43±0.1	455.5±29.9	19.0±1.3

Tabla 3.

Características anatómicas de las hojas de plantas de *L. meridanus* (2200, 3000 y 3550 m) y *L. eromonomos* (3750 y 4200 m) que habitan en diferentes sitios a lo largo de un gradiente altitudinal. IS= índice estomático. Los valores están en mm (n=25 para tamaño de células epidérmicas, n=15 para tamaño de estomas).

Altitud	Epidermis Adaxial			Area foliar		
	Tamaño células epidermis	Tamaño estomas	IS	Tamaño células epidermis	Tamaño estomas	IS
2200	66.3±2.6	27.5±1.5	69±3	55.6±2.6	36.1±0.8	164±11
3000	58.9±1.4	26.5±0.6	152±12	59.4±4.0	32.1±0.8	243±6
3550	53.5±2.6	32.5±1.0	59±5	44.2±1.1	32.9±0.7	123±11
3750	40.9±0.5	28.0±0.1	62±2	32.9±0.6	31.8±0.9	124±11
4200	45.7±1.5	32.8±1.3	56±3	38.0±0.5	32.6±0.7	73±3

La relación área mesófilo/área foliar aumenta con la altitud en *L. meridanus*, esta diferencia es alrededor de tres veces mayor en plantas de 3550 m en comparación con las de 2200. Este aumento fue producido por las pequeñas dimensiones celulares. En *L. eromonomos*, se observó un pequeño aumento en esta relación, quizás debido a diferencias en el área del mesófilo, área intercelular y menor grosor foliar.

El tamaño de las células epidérmicas de la superficie adaxial disminuyó con la altitud en *L. meridanus*, mientras que no hubo tendencia en la superficie abaxial (tabla 2). Las células epidérmicas aumentan en tamaño en ambas superficies para *L. eromonomos*. Si comparamos las especies, *L. meridanus* presentó células epidérmicas más grandes. El tamaño de los estomas fueron uniformes para los diferentes sitios, sólo los de la superficie adaxial de las localidades ubicadas a menor altitud presentaron valores más altos. El índice estomático fue similar en los cuatros sitios

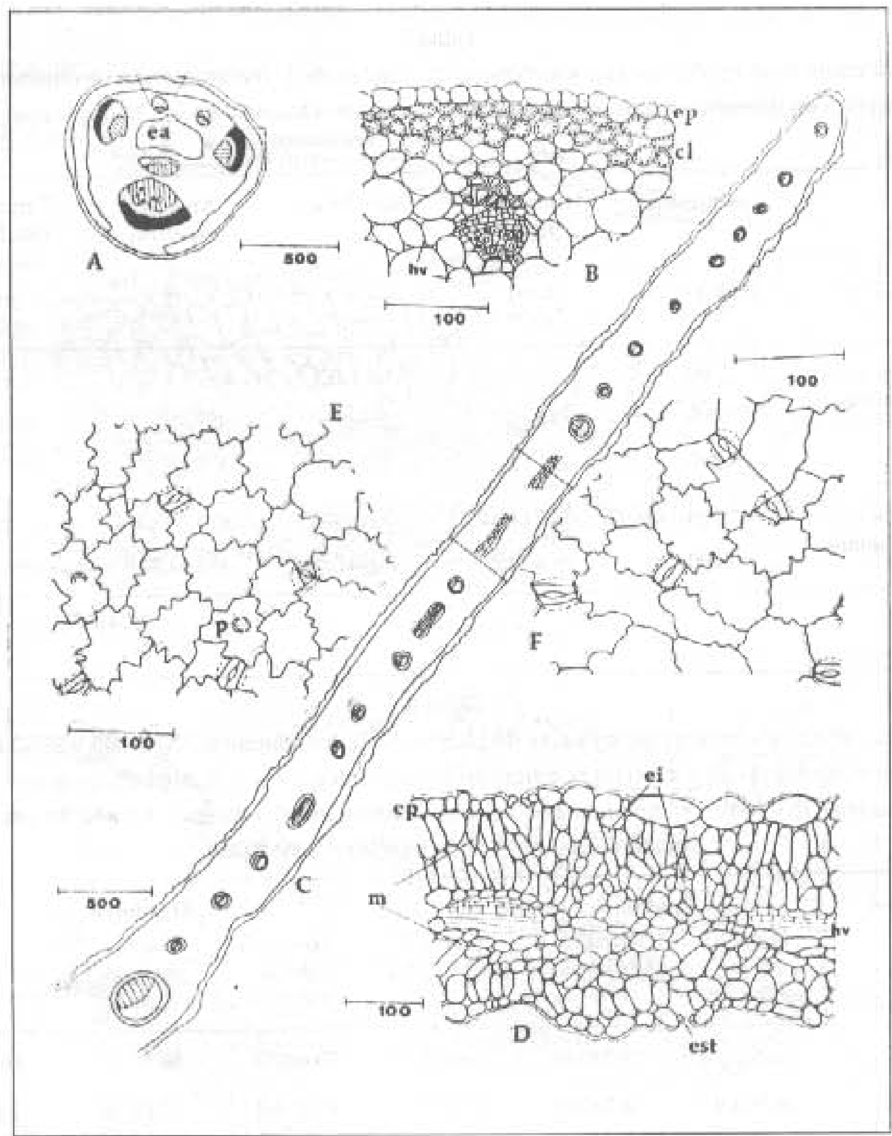


Figura 4. Sección transversal de la hoja de *Lupinus meridanus* de 3000 m. A. Sección transversal del peciolo (similar al de 2200 m), B. Epidermis, células clorofílicas y haz vascular del peciolo, C. Transcorte de la lámina, D. Epidermis adaxial, abaxial y mesófilo, E. Epidermis adaxial F. Epidermis abaxial. cl (clorénquima), ea (espacio aerífero), ei (espacio intercelular), ep (epidermis), est (estoma), f (floema), hv (haz vascular) m (mesófilo), p (papila).

estudiados con excepción de *L. meridanus* a 3000 m, el cual fue mayor y *L. eromonomos* a 4200 m, el cual fue más bajo.

Las fibras y elementos conductores de tallos y raíces de ambas especies presentaron diferencias poco importantes en longitud y ancho a diferentes altitudes. Pero mientras las fibras de *L. meridanus* y *L. eromonomos* eran similares en tallo (519 x 22,2 mm) y raíces (785 x 25,8 mm), los elementos de vasos de tallos y raíces fueron más cortos en *L. eromonomos* que estaban a mayor altitud (98 mm para tallos y 72 mm para raíces) en comparación a los de *L. meridanus* y *L. eromonomos* de baja altitud (115-152 mm para tallos y 101-119 mm para raíces). Los elementos de vasos de *L. meridanus* de tallo y raíces eran más anchos (36-40 mm para tallos y 49-55 mm para raíces) que los de *L. eromonomos* (20-22 mm para tallos y 36-52 mm para raíces).

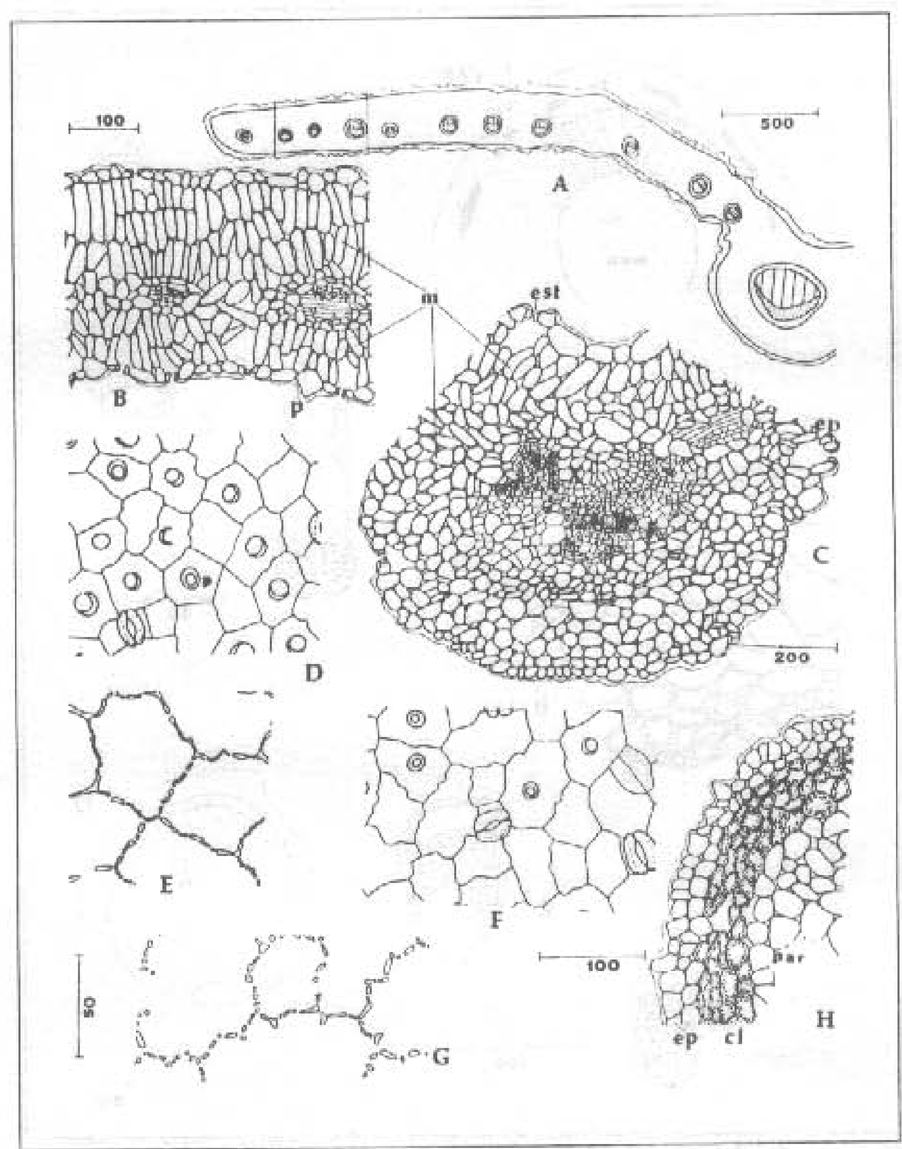


Figura 5. Sección transversal de la hoja de *Lupinus meridanus* de 3500 m. A. Lámina y nervio medio, B. Epidermis superior e inferior y mesófilo, C. Nervio medio, D. Epidermis adaxial, E. Pared celular, F. Epidermis abaxial, G. Pared celular, H. Epidermis, células clorofílicas y parénquima fundamental del peciolo, mostrada en la sección transversal en la figura 7A (similar a 3750 y 4200 m). cl (clorénquima), ep (epidermis), est (estoma), f (floema), m (mesófilo), p (papila), par (parénquima fundamental del peciolo), x (xilema). La misma escala para D, F y H.

Discusión

En *Lupinus* las plantas disminuyen en estatura a mayor altitud, tal como ha sido descrito para otras especies que crecen a lo largo de gradientes altitudinales (Turesson 1925, 1930; Clausen *et al.* 1940, Woodward 1986). Por otra parte, en ambas especies de *Lupinus*, el tamaño foliar claramente separa las plantas que crecen en áreas por debajo de 3000 m (sin congelamiento nocturno), de las que crecen a grandes altitudes. Esto sugiere que, en estas regiones, las hojas pequeñas son respuestas a bajas temperaturas y estrés hídrico, el cual puede inducir modificaciones externas e internas consideradas

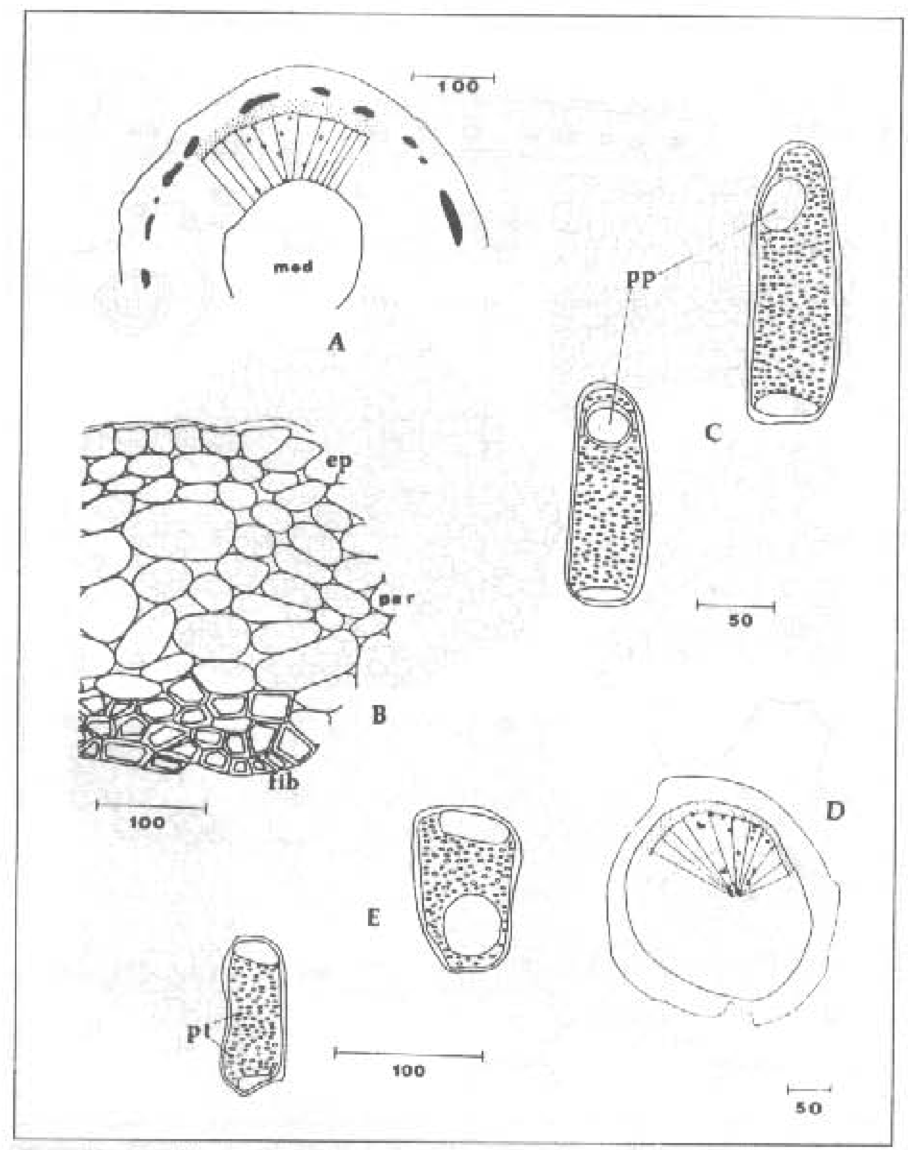


Figura 6. Sección transversal de tallo y raíces de *L. meridanus* en los tres sitios de estudio. A. Transcorte y estructura del tallo, B. Epidermis y corteza del tallo, C. Vasos del tallo, D. Transcorte y estructura de la raíz, E. Vasos de la raíz. ep (epidermis), fib (fibras), med (médula), par (parénquima), pp (placa de perforación), pt (punteaduras).

como características xeromórficas. Estas modificaciones: densidad estomática reducida, cutícula gruesa, presencia de papilas y paredes de las células epidérmicas gruesas sugieren mecanismos adaptativos para minimizar la transpiración (Jones 1983). La tendencia del índice estomático a disminuir con la altitud, contrasta con los resultados de Köerner y Cochrane (1985) y Köerner *et al.*, (1986) quienes encontraron un aumento en este índice con el aumento de la altitud. Nuestros resultados sugieren que un efecto combinado de estrés hídrico, alta intensidad lumínica y menor concentración de CO2 tenderán a favorecer un bajo índice estomático. Otras características resaltantes de las plantas que crecen por encima de 3550 m son: estomas hundidos (*L. eromonomos*), gran cantidad de papilas y pelos. Estas características deberían desacoplar las hojas de la temperatura del aire (Meinzer y Goldstein, 1986), afectando no sólo sus propiedades espectrales sino también el grosor de la capa límite (Smith y Nobel,1977).

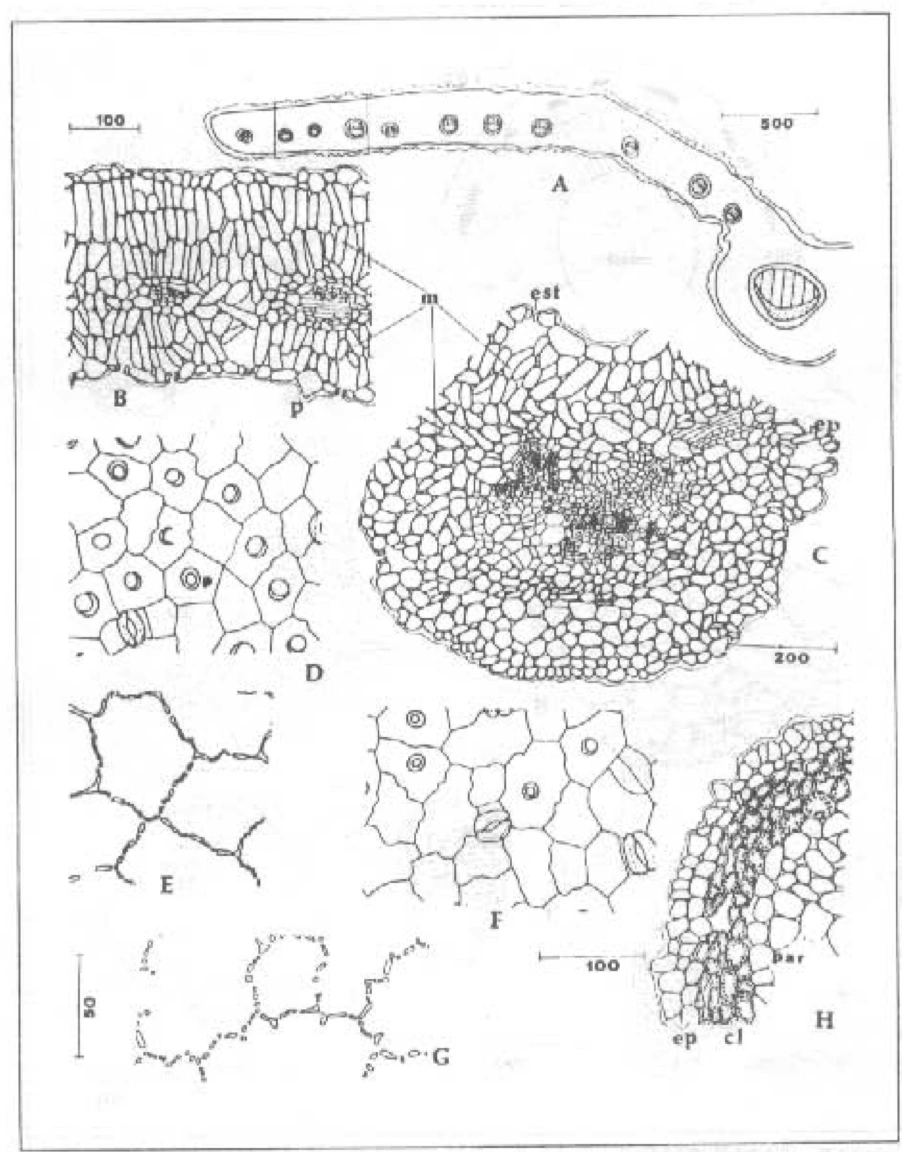


Figura 5. Sección transversal de la hoja de *Lupinus meridanus* de 3500 m. A. Lámina y nervio medio, B. Epidermis superior e inferior y mesófilo, C. Nervio medio, D. Epidermis adaxial, E. Pared celular, F. Epidermis abaxial, G. Pared celular, H. Epidermis, células clorofílicas y parénquima fundamental del peciolo, mostrada en la sección transversal en la figura 7A (similar a 3750 y 4200 m). cl (clorénquima), ep (epidermis), est (estoma), f (floema), m (mesófilo), p (papila), par (parénquima fundamental del peciolo), x (xilema). La misma escala para D, F y H.

Discusión

En *Lupinus* las plantas disminuyen en estatura a mayor altitud, tal como ha sido descrito para otras especies que crecen a lo largo de gradientes altitudinales (Turesson 1925, 1930; Clausen *et al.* 1940, Woodward 1986). Por otra parte, en ambas especies de *Lupinus*, el tamaño foliar claramente separa las plantas que crecen en áreas por debajo de 3000 m (sin congelamiento nocturno), de las que crecen a grandes altitudes. Esto sugiere que, en estas regiones, las hojas pequeñas son respuestas a bajas temperaturas y estrés hídrico, el cual puede inducir modificaciones externas e internas consideradas

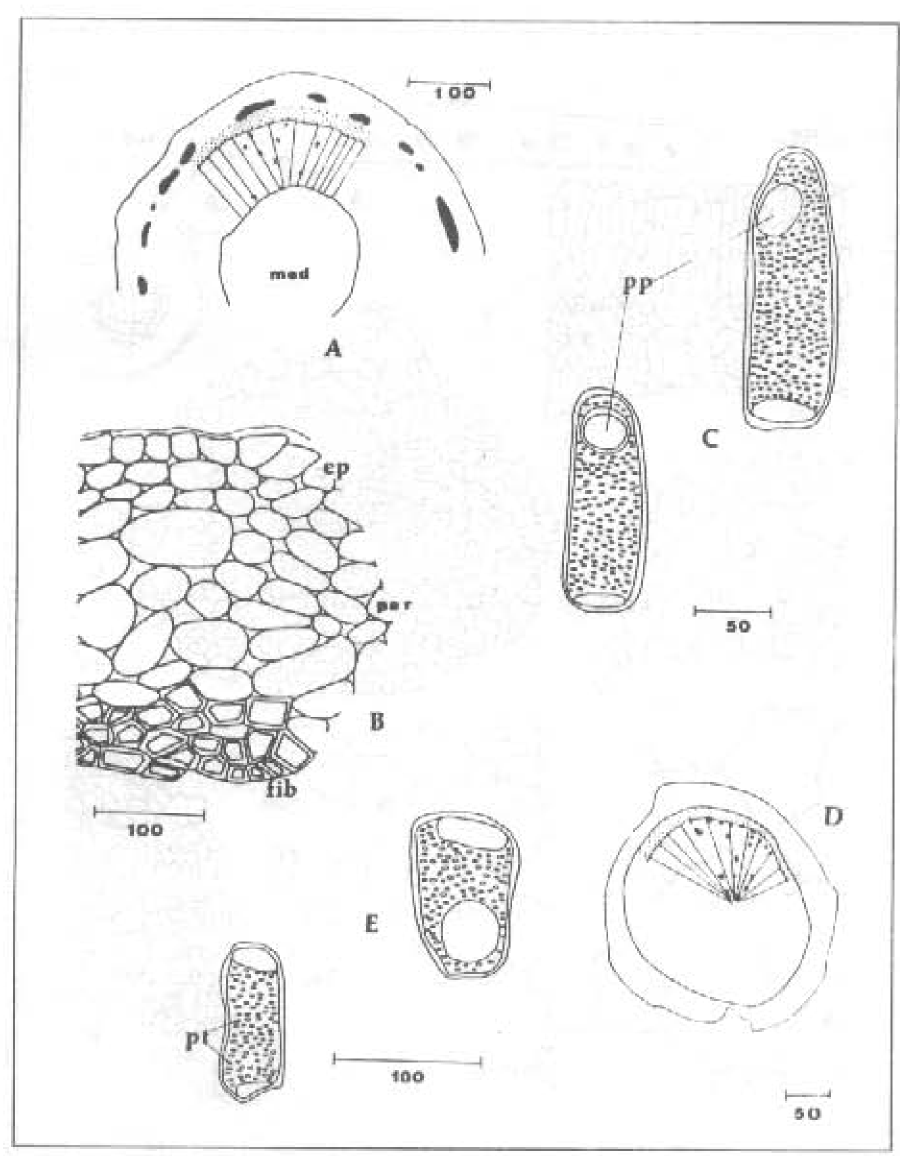


Figura 6. Sección transversal de tallo y raíces de *L. meridanus* en los tres sitios de estudio. A. Transcorte y estructura del tallo, B. Epidermis y corteza del tallo, C. Vasos del tallo, D. Transcorte y estructura de la raíz, E. Vasos de la raíz. ep (epidermis), fib (fibras), med (médula), par (parénquima), pp (placa de perforación), pt (punteaduras).

como características xeromórficas. Estas modificaciones: densidad estomática reducida, cutícula gruesa, presencia de papilas y paredes de las células epidérmicas gruesas sugieren mecanismos adaptativos para minimizar la transpiración (Jones 1983). La tendencia del índice estomático a disminuir con la altitud, contrasta con los resultados de Köerner y Cochrane (1985) y Köerner *et al.*, (1986) quienes encontraron un aumento en este índice con el aumento de la altitud. Nuestros resultados sugieren que un efecto combinado de estrés hídrico, alta intensidad lumínica y menor concentración de CO2 tenderán a favorecer un bajo índice estomático. Otras características resaltantes de las plantas que crecen por encima de 3550 m son: estomas hundidos (*L. eromonomos*), gran cantidad de papilas y pelos. Estas características deberían desacoplar las hojas de la temperatura del aire (Meinzer y Goldstein, 1986), afectando no sólo sus propiedades espectrales sino también el grosor de la capa límite (Smith y Nobel,1977).

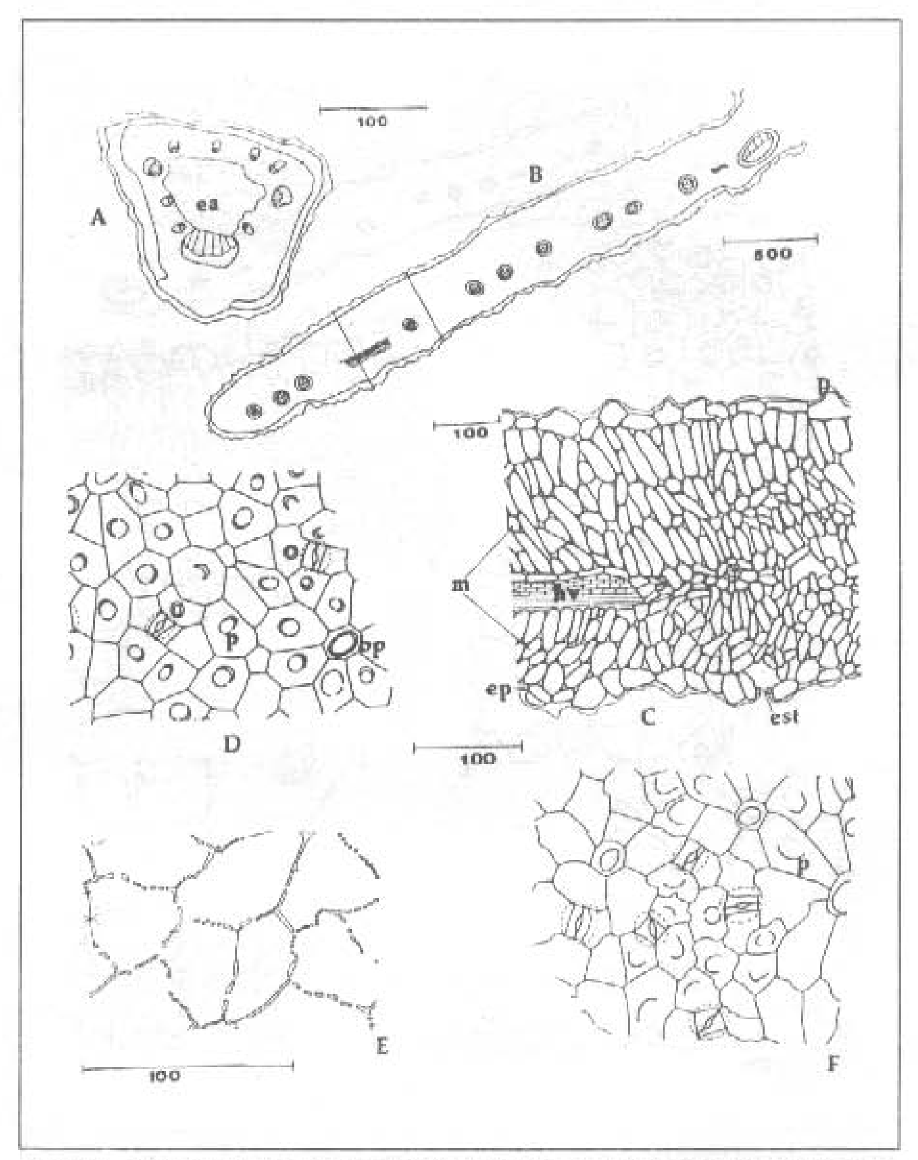


Figura 7. Sección transversal de la hoja de *Lupinus eromonomos* de 3750 m. A. Peciolo, B. Lámina y nervio medio, C. Epidermis adaxial, abaxial y mesófilo, D. Epidermis adaxial, E. Engrosamiento de las paredes de las células epidérmicas adaxial (similar que en las de la epidermis abaxial), F. Epidermis abaxial. bp (base del pelo), ea (espacio aerífero), ep (epidermis), est (estomas), hv (haz vascular), m (mesófilo), p (papila). Las mismas escalas para D y E.

Los factores asociados con la altitud están correlacionados con el número de capas de células del mesófilo o las dimensiones celulares (Nobel 1980). Las células clorofílicas observadas en el peciolo y el tejido en empalizada en la cara abaxial de las hojas en plantas a/o por arriba de 3500 m, pueden contribuir significativamente con la fotosíntesis neta aún cuando la densidad del flujo de fotones esté por debajo del óptimo (Briceño 1992), pero también es indicativo de que estas plantas crecen en habitats secos (Shields 1950).

Contrario a los resultados descritos por Rada *et al.* (1987) para *Espeletia schultzii*, especie con habito de roseta gigante que crece en los Andes, no encontramos tendencias entre el tamaño de las células del mesófilo y la altitud. También observamos aumento en el tamaño de las células epidérmicas y engrosamiento de las paredes celulares (Figuras 5E,

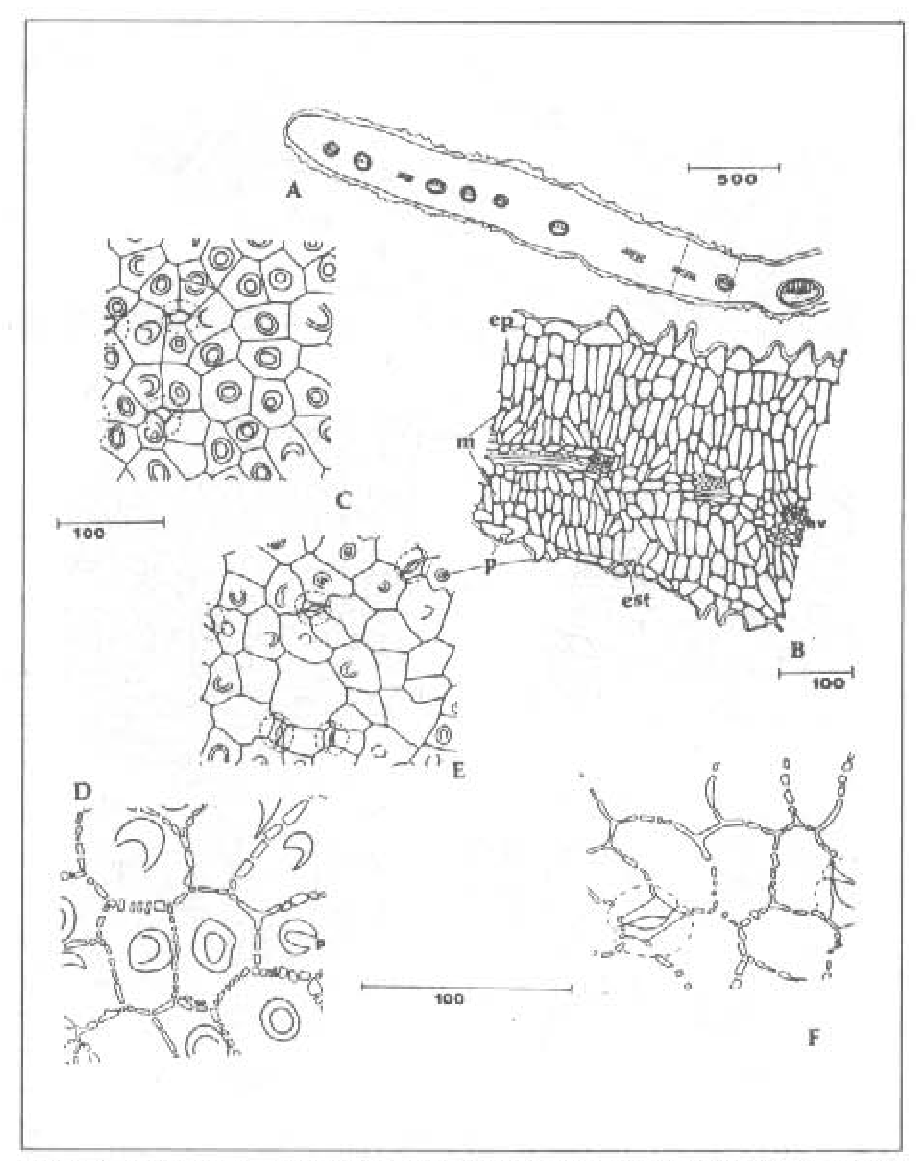


Figura 8. Sección transversal de la hoja de ***Lupinus eromonomos*** de 4200 m. A. Lámina y nervio medio, B. Epidermis adaxial, abaxial y mesófilo, C. Epidermis abaxial, D. Pared celular, E. Epidermis adaxial, F. Pared celular. **ep** (epidermis), **est** (estomas), **hv** (haz vascular), **m** (mesófilo), **p** (papila). Las mismas escalas para C y E; y para D y F.

5G, 7E, 8D y 8F) las cuales podrían contribuir a aumentar el volumen apoplásmico (Tyree *et al.* 1978).

Los bajos valores en la longitud de los elementos de vasos para *L. eromonomos* que crecen a 4200 m, podrían ser consecuencia de la disminución en el tamaño de la planta adaptada a medios áridos y fríos. El pequeño diámetro de los vasos en el tallo puede disminuir la probabilidad de embolismo (Baas 1986). *Lupinus meridanus* produce tallos fistulosos debido al rompimiento de la médula lo que sugiere una gran velocidad de crecimiento en plantas de 2200-3000 m. A mayores altitudes, las plantas de ambas especies poseen una médula almacenadora de agua. Sin embargo, la mayor proporción Acortical/Aradical en *L. eromonomos* sugiere una mayor capacidad para almacenar agua la cual favorecería su sobrevivencia en los períodos secos (Parker 1968). El leño de *L. eromonomos* varía con la altitud: en las plantas a 4200 m es del tipo poroso difuso, y en las de 3750 es del tipo poroso anular. Para Esau, (1977) el leño poroso

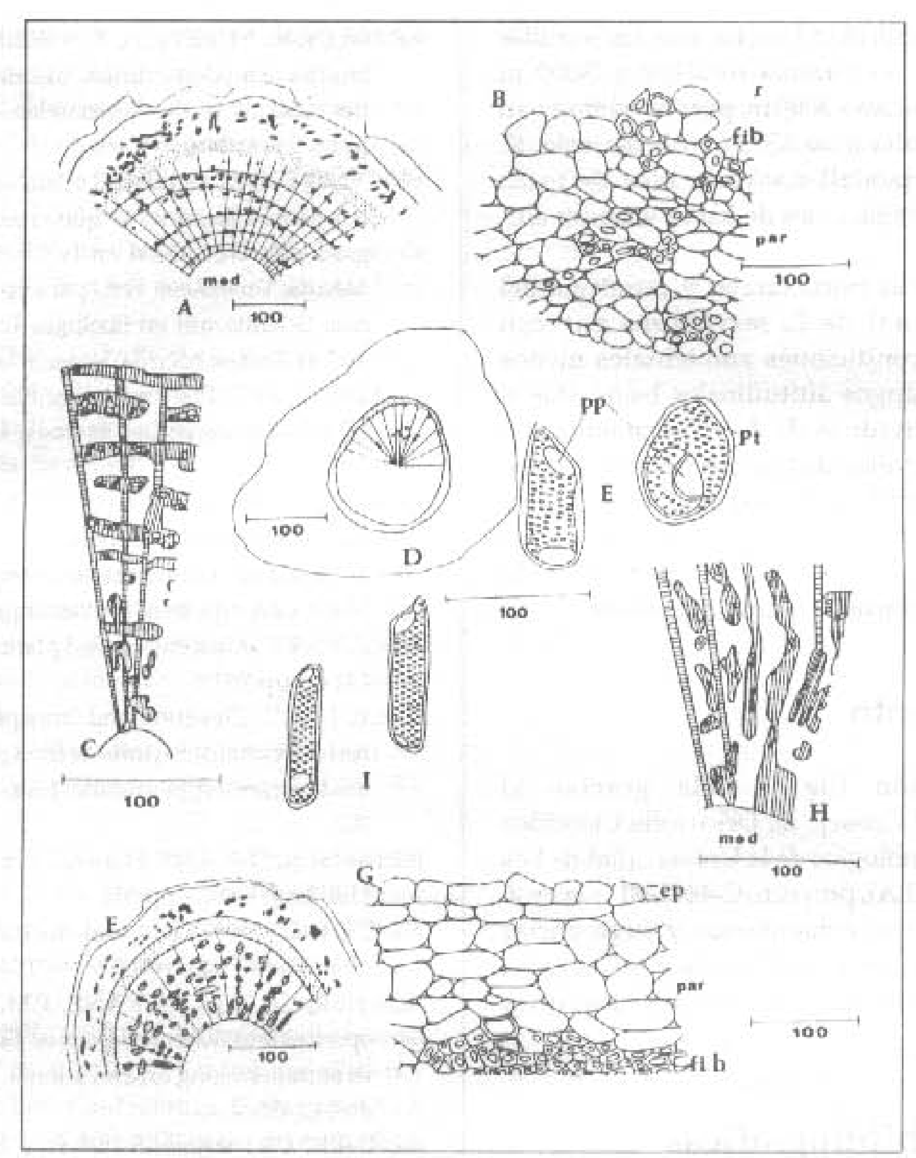


Figura 9. Sección transversal de tallo y raíces de *L. eromonomos* en los dos sitios de estudio: 3750 m.s.n.m.: A. Transcorte y estructura del tallo, B. Epidermis y corteza del tallo, C. Haz vascular. A 4200 m.s.n.m.: F. Transcorte y estructura del tallo, G. Epidermis y corteza del tallo, H. Haz vascular, I. Vasos del tallo (similares a 3750), D. Transcorte y estructura de la raíz, E. Vasos de la raíz. (La estructuras radicales D y E son similares en ambas poblaciones). ep (epidermis), fib (fibras), par (parénquima), pp (placa de perforación), pt (punteaduras), r (ritidoma). Las mismas escalas para E e I.

anular conduce el agua a las regiones de crecimiento diez veces más rápido que el leño poroso difuso.

Las especies estudiadas tienen algunas características distintivas y comunes en su anatomía y morfología. Los individuos de *L. meridanus* que crecen por arriba de los 3000 m tiene muchas características coincidentes con *L. eromonomos*, probablemente debido a las condiciones climáticas extraordinarias del páramo a estas altitudes (estrés hídrico, alta iradiación y temperaturas nocturnas extremadamentes bajas durante todo el año). Por otra parte, las poblaciones de *L. meridanus* que crecen por arriba de 3000 m poseen algunas características anatómicas diferentes a la de los individuos que crecen a mayor altitud, las cuales pueden ser explicadas por las diferencias en la intensidad de

estos factores climáticos. El hecho que las semillas de plantas de ***L. meridanus*** de 2200 y 3000 m germinen y establezcan a 3000 m, pero no sobrevivan al estado de plantulas a los 3550 m (Skwierinski, R. comunicación personal) apoya la idea de estas diferencias entre poblaciones de baja y grandes altitudes.

Las características estructurales y estrategia del ciclo de vida anual de ***L. meridanus*** parecen respuestas a las condiciones ambientales menos extremas de los rangos altitudinales bajos. Por el contrario, los individuos de ***L. eromonomos*** son perennes, con baja velocidad de crecimiento y tallos columnares o ramificados originados de brotes subterraneos, características típicas de plantas que crecen en regiones donde las temperaturas de congelamiento nocturno son muy frecuentes.

Agradecimiento

Esta investigación fue posible gracias al financiamiento del Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (**CDCHT-ULA**), proyecto C-4444-90. A la Prof. Fresia Torres por sus comentarios y sugerencias sobre las descripciones anatómicas y a Georgina Peña por su colaboración en la tinción de los cortes anatómicos.

Referencias bibliográficas

ANDRESSEN, R. y PONTE, R. 1973. Climatologia e hidrología. Estudio integral de los Ríos Chama y Capazón. Subproyecto # II. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. U.L.A. Mérida-Venezuela, pp 135.

AZÓCAR, A. y MONASTERIO, M. 1980. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. Monasterio, M. (Ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela, pp. 207-224.

BAAS, P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. Givinish, T.J. (Ed.). On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, pp. 327-352.

BOODLE, L. 1916. Method of macerating fibres. Bull. Misc. Inf. Few. 108-110.

BRADLEY, R., YURETICH, R. y WEINGARTEN, B. 1991. Studies of modern climate. In Late quaternary climatic fluctuations of the Venezuelan Andes. Yuretich, R. (Ed.). Contribution # 65, pp. 44-62.

BRICEÑO, B. 1992. Estudios ecofisiológicos en dos especies del género ***Lupinus*** L. que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cuenca del río Chama. Mérida, Venezuela. Tesis para optar al grado de Magister Scientiarum en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela, pp. 178.

CUTTER, E. 1978. Plant anatomy. Part I: cells and tissues. 2[da] Ed. Contemporary Biology. Edward Arnold, pp. 315.

CLAUSEN, J., KECK, D. D. y HIESEY, W. M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. The effect of varied environments on western North American plant. Carnegie Inst. of Washington Publ. 520:1-452.

ESAU, K. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley & Sons I.N.C., pp 767.

GALE, J. 1973. Elevation and transpirations: some theoretical considerations with special reference to mediterranen type climate. Jour. App. Ecol. 9(3): 691-702.

JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. Macgraw-Hill Book I.N.C., pp 522.

JONES, H.G. 1983. Plant and microclimate. Cambridge University Press, pp 323.

KÖRNER, Ch. y COCHRANE, P.M. 1985. Stomatal responses and water relations of ***Eucaliptus pauciflora*** in summer along an elevational gradient. Oecologia 66:443-455.

KÖRNER, Ch., BANNISTER P. y MARK, A. F. 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. Oecologia 69: 577-588.

MEINZER, F. y GOLDSTEIN, G. 1986. Adaptations for water and thermal balance in Andean giant rosette plants. Givinish, T. J. (Ed.). The economy of plant form and function. Cambridge University Press. pp.381-411.

MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G.H. y RUNDEL, P. W. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an andean giant rosette plant. Oecologia 65: 278-283.

MOONEY, H.A., HILLIER, R.D. y BILLINGS, W.D. 1965. Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. Amer. Midl. Nat. 74:374-386.

NOBEL, P. 1980. Leaf anatomy and water use efficiency. Turner, N.C. and Kramer, P.J. (Eds.). Adaptation of

plants to water and high temperature stress. Wiley & Sons, New York, pp. 43-55.

PARKER, J. 1968. Drought resistance mechanisms. Kolowski T.T. (Ed.). Water deficits and plant growth. Vol. I. Academic Press, New York. U.S.A., pp 195-235.

PITTIER, H. 1944. Leguminosas de Venezuela. I. *Papilionaceas*. Boletín Técnico # 5. Ministerio de Agricultura y Cría. Servicio Botánico. Editorial Elite, pp 254.

RADA, F., GOLDSTEIN, G., AZOCAR, A. y TORRES, F. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. Jour. of Exp. Bot. 38:491-497.

RAUNKIER, C. 1934. The life forms of plants and plant geography. New York, Oxford University Press.

SARMIENTO, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. Monasterio, M. and Vuilleumier, F. (Eds.). Adaptations and evolution in Biota of high tropical montane ecosystemes. Oxford University Press.

SHIELDS L.M. 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Rev. 16: 399-447.

SCHUBERT, C. y MEDINA, E. 1982. Evidence of quaternary glaciation in the Dominican Republic: some implication for caribbean paleoclimatology. Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology 39: 281-284.

SMITH, W.K. y NOBEL, P.S. 1977. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water-use efficiency for three desert broad leaf schrubs. Ecology 58:63-73.

STEYERMARK, J. y HUBER, O. 1978. Flora del Avila. Flora y vegetación de las montañas del Avila, de la Silla y del Naiguatá. Soc. Ven. Cien. Nat., pp. 917.

TRANQUILINI, W. 1964. The physiology of plants at high altitudes. Ann. Rev. Pl. Physiol. 15: 345-362.

TURESSON, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas 14: 147-236.

TURESSON, G. 1930. The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas 14: 99-152.

TYREE, M. T., CHEUNG, N. S., MACGREGOR, M. E. y TALBOT, A. J. B. 1978. The characteristic of seasonal and ontogenic changes in the tissue-water relations of *Acer, Populus, Tsuga, Picea*. Canadian Journal of Botany 56: 535-647.

WOODWARD, F.I. 1986. Ecophysiological studies on the snub *Vaccinium myrtillus* (L.) Link. Taken from a wide altitudinal-range. Oegologia 70:580-586.

ZIMMERMANN, M.H. y MILBURN, J.A. 1982. Transport and storage water. Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B. and Ziegler, H. (Eds.). Water relations and carbon assimilation. Phisiological plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology. New series vol. 12C. Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg, New York. pp. 135-151.